

Р. И. Багаутдинова

СООТНОШЕНИЕ ПУТЕЙ УГЛЕВОДНОГО СИНТЕЗА ПРИ ВВЕДЕНИИ СВОБОДНЫХ И ФОСФОРИЛИРОВАННЫХ САХАРОВ В ЛИСТЬЯ КАРТОФЕЛЯ

Ранее нами была показана возможность исследования регуляции синтетических цепей фотосинтеза путем введения в лист экзогенных метаболитов (Багаутдинова, 1970). Показано, что экзогенная сахароза вызывает подавление использования фосфогексоз на синтез сахарозы и усиливает синтез крахмала при фотосинтетической ассимиляции CO_2 . Высказано предположение, что одним из факторов, регулирующих такое переключение углеводного синтеза, является изменение активности УДФГ-пирофосфорилазы и АДФГ-пирофосфорилазы. При работе с экзогенными метаболитами учитывались литературные данные о регуляторной роли различных промежуточных метаболитов углеводного синтеза, адениловой системы и ортофосфата в синтезе сахарозы и крахмала (Preiss, Kosuge, 1970).

Продолжая начатые нами исследования, мы рассмотрели следующие вопросы:

1. Влияние разных концентраций сахарозы на фотосинтетический метаболизм углеводов. Из листьев картофеля (сорт Лорх) получали высадки диаметром 19 мм и насаживали их на 0,1 и 0,2 М растворы сахарозы. Время выдерживания на растворах сахарозы составляло 3 час. После этого высадки экспонировали 6 мин. в атмосфере C^{14}O_2 . Опыты поставлены на растениях в возрасте 11, 30, 55 дней.

2. Влияние на синтез углеводов продолжительности выдерживания листьев на 0,2 М растворе сахарозы. Предварительно высадки из листьев картофеля выдерживали на воде. Часть дисков переносили с воды на 0,2 М раствор сахарозы за 24, 8, 3, 1, и 0,5 час. до опыта. В качестве контроля взяты высадки, плавающие на воде в течение 24 час. После этого все пробы одновременно экспонировали в камере C^{14}O_2 в течение 15 мин. Наблюдения проведены на листьях картофеля в возрасте 17 дней.

3. Изменение синтеза сахарозы и крахмала под влиянием экзогенных фосфорилированных соединений и свободных сахаров. Для опыта были использованы глюкозо-6-фосфат (гл-6-ф), фруктозо-1,6-дифосфат (фр-1,6-ф), фосфоглицериновая кислота (ФГК), глюкоза, фруктоза и сахароза. Высечки из листьев картофеля инфильтровали 0,1 М растворами указанных соединений. В течение 30 мин. после инфильтрации диски выдерживали в обычной атмосфере, а затем одновременно все пробы экспонировали в камере с $C^{14}O_2$ 1,5 и 15 мин.

После экспозиции в $C^{14}O_2$ диски фиксировали в парах кипящего этанола и проводили радиохимический анализ по методике, принятой в лаборатории (Мокроносов, 1966).

В таблице представлены результаты, показывающие изменение синтеза углеводов после 3-часового поглощения 0,1 и 0,2 М растворов сахарозы. Включение метки в сахарозу во всех случаях больше в контрольном варианте. Повышение концентрации этого метаболита снижает включение C^{14} в сахарозу и усиливает включение в крахмал у картофеля в возрасте 11 и 30 дней. У 55-дневных растений введение экзогенной сахарозы почти не оказывает влияния на синтез крахмала, но снижает включение C^{14} в сахарозу в 1,7 раза по сравнению с контролем.

Таблица

Включение C^{14} в сахарозу и крахмал после 3-часового выдерживания листьев на 0,1 и 0,2 М растворах сахарозы и на воде (контроль)
(тыс. *имп/мин* на 1000 мг сухих листьев)

Вариант	11 дней		30 дней		55 дней	
	сахароза	крахмал	сахароза	крахмал	сахароза	крахмал
H_2O	182	169	179	150	411	150
0,1 М раствор сахарозы . .	161	212	115	206	215	145
0,2 М раствор сахарозы . .	95	213	110	170	240	160

Переключение углеводного синтеза с сахарозы на крахмал происходит уже через 30 мин. после начала поглощения сахарозы плавающими дисками. По мере увеличения времени выдерживания дисков на 0,2 М растворе сахарозы содержание углеводов существенно не меняется, что связано, очевидно, с установлением нового стационарного уровня синтеза углеводов.

Таким образом, у молодых растений повышенные концентрации сахарозы в клетке ингибируют использование фосфогексоз на образование сахарозы и переключают синтез углеводов на альтернативный путь — образование крахмала (таблица). С возрастом, когда усиливается углеводная направленность при фотосинтезе,

(Багаутдинова, Борзенкова, 1971) и усилен транспорт сахарозы из листьев (Мокронос, Лянгазова, 1964) не происходит переключения на синтез крахмала, хотя экзогенная сахароза и в этом случае ингибирует сахарозный синтез в клетке.

Эти результаты указывают, что в фотосинтезирующей клетке существуют факторы, регулирующие направленность синтеза углеводов. Одним из таких факторов, по-видимому, является активность АДФГ- и УДФГ-пирофосфорилаз, участвующих в синтезе углеводов. Регуляция работы этих ферментов может осуществляться низкомолекулярными метаболитами по принципу обратной связи (Preiss, Kosuge, 1970). Возможно, эта регуляция осуществляется так, что при повышении в клетке концентрации сахарозы, одного из конечных продуктов сахарозно-крахмальной альтернативы, включается обратная связь.

Образование углеводов идет из общих предшественников (ФГК-фр-1-6-ф, гл-6-ф) с участием в синтезе крахмала АДФГ-пирофосфорилазы и в синтезе сахарозы — УДФГ-пирофосфорилазы (Avigad, 1964). При нормальном функционировании клетки метка включается в сахарозу и крахмал в определенном соотношении, заданном генотипом и зависящем от возраста и других факторов. Увеличение концентрации сахарозы блокирует либо активность УДФГ-пирофосфорилазы, либо систему УДФГ-пирофосфорилаза — сахарозосинтетаза (или сахарозофосфатсинтетаза) и увеличивает долю крахмала в утилизации фосфогекоз.

При введении в лист вместо сахарозы 0,1 М растворов глюкозы или фруктозы наблюдается аналогичный эффект: включение метки в сахарозу снижено, а в крахмал усилено по сравнению с контролем (рис. 2). Возможно, что переключение углеводного синтеза, вызываемое экзогенной сахарозой, осуществляется продуктами ее гидролиза — глюкозой и фруктозой. При этом избыток глюкозы индуцирует активность АДФГ-пирофосфорилазы, вследствие чего усиливается включение C^{14} в крахмал.

Экзогенные ФГК, фр-1-6ф и гл-6-ф, в отличие от свободных сахаров, оказывают противоположное действие на синтез углеводов. При повышении концентрации этих метаболитов синтез сахарозы усилен, а образование крахмала сильно ингибировано по сравнению с контролем (рис. 1). Ингибирование включения C^{14} в крахмал можно объяснить преимущественным синтезом крахмала за счет экзогенных фосфорилированных сахаров. В таком случае должно уменьшаться включение метки и в сахарозу, так как синтез сахарозы и крахмала идет из общих предшественников. Поскольку такого явления не наблюдается, можно предполагать, что экзогенные фосфорилированные сахара оказывают различное воздействие на активность ферментов углеводного синтеза: ингибируют активность АДФГ-пирофосфорилазы и усиливают активность УДФГ-пирофосфорилазы.

Экзогенные фосфорилированные сахара, помимо крахмала, ингибируют включение C^{14} в ФГК и фосфорные эфиры при фотосин-

тезе (рис. 1). Возможно, что экзогенные ФГК и гексозофосфаты, увеличивая эндогенные фонды этих промежуточных продуктов

цепи синтеза углеводов, вызывают репрессию ферментов на начальных этапах этой цепи превращений и индукцию ферментов синтеза сахарозы. Природа блокирования синтеза крахмала при этом не понятна.

Таким образом, опыты с метаболическими нагрузками показали, что экзогенные свободные сахара (сахароза, глюкоза, фруктоза) и экзогенные фосфорилированные продукты (ФГК, гл-6-ф, фр-1-6-ф) оказывают противоположный эффект на синтез свободных углеводов: фосфорилированные соединения усиливают синтез сахарозы и ингибируют синтез крахмала; свободные сахара, наоборот, усиливают синтез крахмала и угнетают образование сахарозы при фотосинтезе. Переключение углеводного синтеза под действием свободных сахаров можно легко объяснить репрессией УДФГ-пирофосфорилазы экзогенной сахарозой. Труднее объяснить влияние экзогенных ФГК и фосфогексоз. Известно, что эти соединения сильно стимулируют АДГФ-пирофосфорилазу и фотосинтетическое образование крахмала (Preiss, Kosuе, 1970). В нашем случае на-

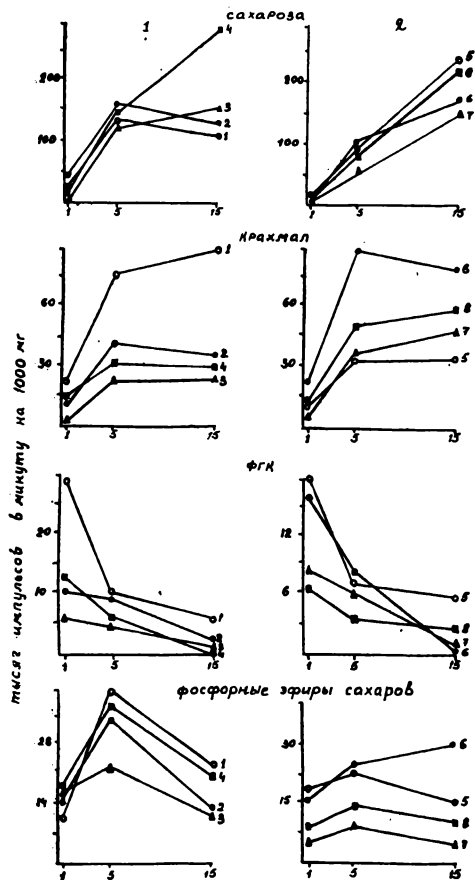


Рисунок. Влияние фосфорилированных сахаров (1) и свободных сахаров (2), 0,1 М растворы которых инфильтровали в листья, на включение C^{14} в основные продукты фотосинтеза. В листья были инфильтрованы: 1 — вода (контроль); 2 — ФГК; 3 — гл-6-ф; 4 — фр-1-6-ф; 5 — вода (контроль); 6 — сахароза; 7 — глюкоза; 8 — фруктоза. По оси абсцисс — время экспозиции в $C^{14}O_2$, мин.

блюдался обратный эффект. Маловероятно, чтобы он мог быть объяснен использованием для синтеза крахмала экзогенных фосфогексоз и снижением таким образом включения C^{14} в крахмал. Вероятнее предположить, что ФГК и фосфогексозы являются специфическими эффекторами ферментной системы.

Полученные результаты показывают, что у высших растений,

как и у микроорганизмов, регуляция путей биосинтеза может осуществляться через изменение концентрации промежуточных и конечных метаболитов. Применение метода экзогенных метаболических нагрузок при работе с высшими растениями может служить одним из подходов к изучению регуляции фотосинтетического метаболизма.

ЛИТЕРАТУРА

Багаутдинова Р. И., 1970. Влияние экзогенных метаболитов на синтез углеводов и органических кислот в листьях картофеля.— «Учен. зап. Уральск. ун-та», № 113, 89—97.

Багаутдинова Р. И., Борзенкова Р. А., 1971. Направленность первичного синтеза углеводов у картофеля.— «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», № 2, 64—69.

Мокроносов А. Т., Лянгазова Н. Н., 1964. Постфотосинтетические процессы углеродного питания у картофеля.— «Зап. Свердл. отд. ВБО», вып. 3, 59—64.

Мокроносов А. Т., 1966. Некоторые вопросы применения углерода-14 для изучения фотосинтеза.— «Зап. Свердл. отд. ВБО», вып. 4, 3—8.

Avigad G., 1964. Sucrosa uridine diphosphate glucosyltransferase from *leru-salem antichoke tubers*.— «J. Biol. Chem.», 239, 11, 3613—3618.

Preiss J., Kosuce T., 1970. Regulation of enzyme activity in photosynthetic systems.— «Ann. Rev. Plant Physiol.», 21, 433—466.